Aus dem Physiologischen Institut
der Freien Universität Berlin
Direktoren: Professor Dr. med. Otto H. Gauer
N.N.

DIE SUMMATION UNABHÄNGIGER EINGÄNGE AN BEWEGUNGSSPEZIFISCHEN GANGLIENZELLEN DER FROSCHRETINA

INAUGURAL-DISSERTATION
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Volker Henn
aus Gotha

1968

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552705_0041

Aus dem Physiologischen Institut der Freien Universität Berlin
Direktoren: Professor Dr. med. Otto H. Gauer
N.N.

Die Summation unabhängiger Eingänge an bewegungsspezifischen Ganglienzellen der Froschretina

Inaugural-Dissertation zur Erlangung der medizinischen Doktorwürde an der Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

vorgelegt von Volker Henn aus Gotha

Dekan: Professor Dr. med. Hans Wolfgang S p i e r
Referent: Priv. Doz. Dr. med. Otto-Joachim G r ü s s e r
Koreferent: Professor Dr. med. Helmut S e l b a c h

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät der
Freien Universität Berlin

Promoviert am 30. September 1968

INHALT

Einleitung	S. 1
Physiologische Grundlagen der Informationsverarbeitung in der Netzhaut des Frosches	S. 3
Methodik	S. 4
Ergebnisse	S. 8
Diskussion	S. 12
Zusammenfassung	S. 15
Literatur	S. 16

EINLEITUNG

Die Summation von Erregung im rezeptiven Feld bewegungsspezifischer Neurone der Froschretina

Quantitative Untersuchungen über die Summation von Erregungen durch unabhängige Eingänge an einzelnen Nervenzellen sind verhältnismäßig selten, obwohl dies ein klassisches Problem der experimentellen Neurophysiologie seit der grundlegenden Arbeit von SHERRINGTON (1906) ist. An den Vorderhornzellen des Rückenmarks der Katze haben ECCLES (1959) eine einfache algebraische Summation festgestellt, wenn die beiden Eingänge zwei voneinander unabhängige EPSPs waren. Dagegen haben KOSSOW et al. (1964, 1967) eine zeitabhängige Abweichung von dieser einfachen algebraischen Summation für zwei monosynaptische EPSPs an den Vorderhornzellen festgestellt. Eine größere Abweichung fanden sie für polysynaptische EPSPs und für die Eingangs-Ausgangs-Beziehung bei überschwelliger Reizung (GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS 1964). Kürzlich haben auch KANDEL und TAUC (1965) von einer heterosynaptischen Bahnung der Erregungssummation bei zwei voneinander unabhängigen Eingängen in Ganglienzellen bei Aplysia berichtet.

Im primären visuellen Cortex der Katze können binokulare Neurone unabhängig durch jedes Auge einzeln aktiviert werden. Werden beide Augen gleichzeitig gereizt, so liegt auch hier keine einfache Summation der Erregung in den Cortexzellen vor (GRÜSSER-CORNEHLS und GRÜSSER 1961, GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS 1965, HUBEL und WIESEL 1962).

HARTLINE und RATLIFF (1957, 1958) analysierten die Summation von unabhängigen hemmenden Eingängen am Facettenauge des Pfeilschwanzkrebses (Limulus polyphemus). Neuere Untersuchungen

zeigten, daß die Hemmung im Limulusauge keine einfache lineare Funktion der Entfernung zwischen zwei sich beeinflussenden Omma tidien ist (RATLIFF 1966).

In der Froschretina gibt es zwei verschiedene Klassen bewegungsspezifischer Neuronen. Beide Klassen reagieren auf stationäres Licht gar nicht oder nur schwach. Diese Neuronen werden durch Reize, die durch das rezeptive Feld bewegt werden, stark aktiviert. In der vorliegenden Arbeit berichten wir über Klasse 2 Neuronen, die von LETTVIN et al. (1961) "movement gated, dark convex boundary detectors" (für Bewegungen und dunkle konvexe Konturen spezifische Detektoren) genannt werden. Die Organisation der rezeptiven Felder dieser Klasse 2 Neuronen ist bekannt durch die Arbeiten von MATURANA et al. (1960), GRÜSSER-CORNEHLS et al. (1963) und GRÜSSER et al. (1964). Diese rezeptiven Felder lassen sich unterteilen in ein erregendes rezeptives Feld (ERF) im Zentrum, das umgeben ist von einem inhibitorischen rezeptiven Feld (IRF). Eine qualitative Analyse der Summation der erregenden und hemmenden Prozesse der Klasse 2 Neuronen ist für Rana pipiens beschrieben worden. Hierbei besteht keine einfache Summation für die Integration zweier voneinander unabhängiger Eingänge (GRÜSSER et al. 1964).

Das Ziel der vorliegenden Untersuchungen war eine quantitative Analyse der erregenden Prozesse im ERF. Der Grad der Erregung durch jeden Eingang konnte in weiten Grenzen durch Variation der Reizparameter geändert werden.

PHYSIOLOGISCHE GRUNDLAGEN DER INFORMATIONSVERARBEITUNG IN DER NETZHAUT DES FROSCHES

Die Aktivierung der bewegungsspezifischen Neuronen der Klasse 2 hängt ab von der Winkelgeschwindigkeit (v), der Größe (A), dem Kontrast (c), der Wiederholungszeit (t) und der Position des bewegten Reizes im ERF. Wenn die allgemeine Beleuchtung des schwarzen oder grauen Reizpunktes und des weißen Hintergrunds konstant gehalten wird und t größer als 60 sec ist, gilt die folgende Gleichung für Bewegungen kleiner Objekte (kleiner als 4^{o}) durch das ERF:

$$(1) \qquad R_2 = k_2 . v^{0,7} . c^{0,6} . \log \frac{(A)}{(A^*)} \quad \text{(Impulse pro Sekunde)}$$

R_2 ist die durchschnittliche Impulsrate während einer Durchquerung eines Reizpunktes durch das ERF, A* ist die Schwellengröße, die innerhalb gewisser Grenzen von v und c abhängt. Aus Gleichung (1) wird evident, daß die Aktivierung R_2 durch Variieren der Paramter v und c geändert werden kann. Dadurch konnte die Antwort über einen weiten Bereich eingestellt werden. Dadurch konnte man auch die folgende Frage stellen: welches sind die Gesetzmäßigkeiten der Summation von Erregung als Antwort auf zwei voneinander unabhängigen erregenden Eingängen in das ERF, wie hängt die Summation vom Zustand der Aktivierung ab?

Ähnliche Experimente wurden an der Katzenretina durchgeführt. Hierbei wurden klassische on-center-Neuronen und off-center-Neuronen mit zwei voneinander unabhängigen Lichtpunkten gereizt, deren Intensität und Flicker-Frequenz variiert wurde. Es wurde eine allgemeine Theorie entwickelt, die gleichermaßen auf die experimentellen Daten der Katzenretina sowie der Froschretina anwendbar ist (BÜTTNER und GRÜSSER 1968). Eine Zusammenfassung ähnlicher

Experimente mit der Goldfisch-Retina wurde kürzlich von EASTER (1966) veröffentlicht.

METHODIK

Die Experimente wurden an ungefähr 40 Fröschen (Rana esculenta) jeweils vom August bis zum März der letzten zwei Jahre durchgeführt. In diesen Monaten war die Stoffwechsellage der Frösche für die Versuche wesentlich besser als im Frühling und Sommer, weil sich während dieser Zeit eine starke neuronale Adaptation zeigte. Da die quantitativen Messungen an einzelnen Neuronen jeweils über Stunden fortgeführt wurden, war eine konstante neuronale Erregung über längere Zeit hin notwendig.

Präparation

Frösche (Rana esculenta) mittlerer Größe wurden 6 bis 14 Tage lang vor dem Experiment in einem Aquarium im Labor gehalten. Die Frösche wurden auf Grund ihres optokinetischen Nystagmus ausgewählt. Dieser wurde in einem rotierenden Zylinder getestet, der mit einem vertikalen schwarz-weiß Muster beklebt war (BIRUKOW 1937). Kontrollexperimente zeigten, daß Frösche ohne gut auslösbaren optokinetischen Nystagmus keine zufriedenstellende Ergebnisse brachten, wenn Aktionspotentiale aus den optischen Fasern abgeleitet wurden. Die Tiere wurden während des Experiments durch Curare (0,3 - 0,6 mg) immobilisiert. Die Frösche wurden unter Lokalanästhesie (Novocain oder Xylocain) der Haut und des Periost des Tectum präpariert. Die Haut, der Knochen und die Dura mater über einem Tectum opticum wurde sorgfältig entfernt und das Tectum mit Paraffin-Öl bedeckt. Das durchscheinende Lid des kontralateralen Auges wurde entfernt, und der Frosch wurde auf einen feuchten Schwamm gesetzt und mit feuchter Gaze bedeckt. Die Blutzirkulation des Tectum und der Iris wurde regelmäßig mit

mit einem binokularem Mikroskop während des Experiments kontrolliert. In einer guten Präparation ist der Blutfluß in den Gefäßen kontinuierlich und so schnell, daß bei einer Mikroskop-Vergrößerung von 40 die einzelnen Erythrozyten nicht unterschied werden können.

Stimulation

Das operierte Tier wurde so auf ein Gestell gebracht, daß das linke Auge des Frosches genau in der Mitte der Hemisphäre des Reizapparates war. Dieser ist ein Perimeter und ist an anderer Stelle ausführlich beschrieben (GRÜSSER und DANNENBERG 1965). Durch zwei unabhängige Motoren und zwei Zehngangschaltungen konnten zwei Reize mit Geschwindigkeiten zwischen 0,05 und 9,6 Grad pro Sekunde durch das rezeptive Feld bewegt werden. Die Bewegungen wurden durch eine transistorisierte Schaltung und durch Tektronix Wellen- und Pulsgeneratoren gesteuert. Als Reize benutzten wir zwei schwarze oder graue Punkte auf weißem Hintergrund. Die Beleuchtungsstärke des Hintergrunds war ungefähr 640 asb (= 64 mL), der Kontrast zwischen Reiz und Hintergrund betrug für die schwarzen Reize 1:33,6 und 1:7,4 für die grauen Reizpunkte. Die Reizpunkte waren entweder rund und waren 3 mm im Durchmesser (0,69°) oder waren rechteckig mit den Abmessungen 2 x 6 mm (0,45° x 1,37°). Die Entfernung des Froschauges zu den Reizpunkten betrug 25 cm.
Alle Bewegungen waren geradeaus durch das rezeptive Feld, zueinander parallel und horizontal im Verhältnis zur Hemisphäre. Zwischen jedem Reiz wurde eine Pause von 75 sec eingeschaltet. Diese Pause war notwendig zur Kompensation der neuronalen Adaptation der Klasse 2 Neuronen. Die vertikale Entfernung zwischen den runden Reizen in der ersten Serie von Experimenten wurde konstant gehalten und betrug ungefähr 0,5°. In einer zweiten Serie von Experimenten wurden Rechtecke benutzt, dabei wurdedie vertikale Entfernung zwischen den Rechtecken systematisch verändert (Abb. 1).

Ableitungen

Gals-Mikropipetten mit Spitzendurchmessern von 0,8 bis 2,5 μ wurden mit einer Indium-Blei-Legierung (Cerralow 136) gefüllt. Danach wurden die Spitzen in einer Lösung von H_2PtCl_6 elektrolytisch platiniert (GESTELAND et al. 1959). Der ungefähre Widerstand, gemessen mit einem konventionellen Ohmmeter, betrug 80-200 kOhm. Mit diesen Elektroden ist es möglich, eindeutig unterscheidbare Klasse 2 Fasern abzuleiten. Diese Neuronen haben nichtmyelinisierte Axone wie MATURANA (1959) und MATURANA et al. (1960) gezeigt haben. Die Ableitungen wurden sämtlich von den oberflächlichen Schichten des Tectum opticum gemacht.
Die Aktionspotentiale wurden durch einen Tektronix 122 Vorverstärker und eine 2A61 Einschub-Einheit eines 565 Tektronix-Oszillographen verstärkt. Die Bewegungen der zwei Reize wurden durch getrennte Eingänge auf dem Oszillographen sichtbar gemacht; dies geschah durch Schaltkreise, bei denen durch die Reizbewegung ein Widerstand linear verändert wurde. Eine Tönnies Filmkamera wurde zum Abfilmen der Oszillographenbilder benutzt.

Analyse der experimentellen Daten

Die exzitatorischen rezeptiven Felder der meisten Klasse 2 Neuronen sind kreisförmig oder oval und haben Durchmesser zwischen 3 und 4 Grad. Für die endgültigen Berechnungen in diesem Bericht wurde nur die Impulsrate aus dem inneren Teil des exzitatorischen rezeptiven Feldes (ERF) herangezogen. Durch diese Methode wurden mögliche Effekte einer Reizung des inhibitorischen rezeptiven Feldes (IRF), welches das ERF umschließt, ausgeschlossen. Als "innerer Teil des ERF" wurde ein Feld bestimmt, das $1,92^{\circ}$ Durchmesser hat und um das ERF-

Zentrum herum liegt. Die mittlere Impulsrate (A, B oder AB) wurde dadurch bestimmt, daß der Quotient der Anzahl der Aktionspotentiale und der benötigten Zeit zur Durchquerung dieser $1,92^{\circ}$ bestimmt wurde. Die Werte für A und B konnten variiert werden durch verschiedene Geschwindigkeiten der Reize oder in manchen Fällen auch durch verschieden starken Kontrast der Reize. A soll die mittlere Impulsrate sein, die durch die Bewegung eines Punktes allein ausgelöst wird; B ist der entsprechende Wert für die Bewegung des anderen Punktes, und AB soll die mittlere Impulsrate sein für parallele und synchrone Bewegung beider Punkte zusammen. Die Daten, die sich durch diese Messungen ergaben, wurden mit statistischen Routinemethoden weiterverarbeitet. Dazu benutzten wir einen Siemens 3002 oder Linc-8 Digitalcomputer.

ERGEBNISSE

Verteilung der Erregung im exzitatorischen rezeptiven Feld (ERF)

Wenn ein kleiner schwarzer Reizpunkt auf weißem Hintergrund auf verschiedenen parallelen Bahnen durch ein rezeptives Feld bewegt wurde, erhielt man eine maximale Aktivierung, wenn die Bahn durch das ERF-Zentrum ging. Die Richtung einer geraden Bewegung durch das ERF hat kaum Einfluß auf die Antwort, denn die Klasse 2 Neuronen haben keine Richtungsempfindlichkeit (GRÜSSER-CORNEHLS et al. 1964). Im Allgemeinen lösen bei photopischen Reizbedingungen zentripetale Bewegungen eine größere Aktivierung des Neurons aus als zentrifugale. Die Aktivierung des Neurons nahm ab mit zunehmender Entfernung der Bahn vom ERF-Zentrum. Der Abfall der Aktivierung mit wachsender Entfernung vom ERF-Zentrum ist in Abb. 2 gezeigt. Die Entfernung vom Zentrum wurde bei jedem Durchgang um $0,5^{o}$ geändert. Die Bewegungsgeschwindigkeit wurde bei diesem Beispiel konstant gehalten und betrug 2,4 grad. sec^{-1}

Die Variabilität der Antwort auf identische Reize

Von früheren Experimenten (GRÜSSER-CORNEHLS et al. 1963, REICH-MOTEL und BUTENANDT 1965) her war bekannt, daß in den Klasse 2 Neuronen eine schnelle neuronale Adaptation stattfindet, wenn zwei Reize entlang derselben Bahn im Abstand von nur wenigen Sekunden bewegt werden. Bei einer Pause von 75 sec jedoch konnte man sicher sein, daß dieser Effekt einer verringerten Antwort auf identische Reize keine Rolle spielt. In vielen Neuronen verglichen wir die Antwort auf identische Reize mit dazwischengeschalteten Pausen von 75 sec zu verschiedenen Zeitpunkten während eines Experiments. Mit dieser Methode fanden wir, daß die Variabilität der neuronalen Antwort weniger als 10% betrug.

Bei allen Experimenten schalteten wir deshalb eine Pause von 75 sec zwischen den einzelnen Durchquerungen durch das ERF ein. Diese Pause war die conditio sinde qua non für eine verläßliche quantitative Analyse der Daten und einer Vergleichsmöglichkeit für Daten, die von verschiedenen Experimenten stammten. Die Variabilität der Antworten auf identische Reize zwischen Neuronen von verschiedenen Fröschen war nicht größer als von Neuronen des gleichen Frosches.

Reizung des ERF mit zwei unabhängig bewegten Punkten

In dieser Serie von Experimenten wurden zwei Reizpunkte auf Bahnen bewegt, die ungefähr gleich weit vom Feldzentrum waren. Deshalb ergaben diese Reizungen ungefähr die gleiche Impulsrate, wenn jeweils nur ein Punkt bewegt wurde. Die Reizpunkte waren schwarz, nur in einigen Fällen grau, sie waren rund mit einem Durchmesser von $0,69^{\circ}$ und die Entfernung der beiden Ränder zueinander war ungefähr $0,5^{\circ}$ (Abb. 1). Die durchschnittliche Impulsrate, die durch den einen Punkt ausgelöst wurde, wurde A genannt, die durch den anderen Punkt B. Wenn beide Punkte gleichzeitig bewegt wurden, so ist die Impulsrate AB, und die algebraische Summe von A und B ist (A+B). Dadurch daß die Winkelgeschwindigkeit oder in manchen Fällen der Kontrast der Reize geändert wurde, konnte die Impulsrate A und B zwischen 0,5 und 60 Impulsen pro Sekunde variiert werden. Wir berechneten die Korrelation zwischen (A+B) und AB für einzelne Neurone und für sämtliche Daten zusammen. Für die durchschnittliche Impulsrate während einer ERF-Durchquerung war die Ungleichung $AB<(A+B)$ für einen weiten Bereich von A und B gültig. Abb. 4 zeigt die Registrierung eines einzelnen Neurons und Abb. 5a ist ein Beispiel für die quantitative Korrelation zwischen (A+B) und AB für ein einzelnes Neuron. Wie man leicht sehen kann, weichen die experimentellen Daten mit einem konstanten

Faktor von der einfachen algebraischen Summation ab; für sehr niedrige Impulsraten gilt die Ungleichung AB>(A+B). Am besten jedoch werden die experimentellen Daten durch eine lineare Regression beschrieben. Die Regressionslinie schneidet die Ordinate oberhalb des Nullpunktes. Dieser Typ der Summation der Antwort von A und B wurde in allen untersuchten Neuronen gefunden, und allgemein kann man folgende Gleichung formulieren:

(2) $AB = k.(A+B)+c$ $(Impulse.sec^{-1})$

194 Paare experimenteller Daten von 50 Neuronen von 25 Fröschen sind in Abb. 5b zusammengestellt. Die Gleichung für die lineare Regression für diese Daten ist:

(3) $AB = 0,62\ (A+B)+3,24$ $(Impulse.sec^{-1})$

Der Korrelationskoeffizient beträgt $r = +0,96 \pm 0,02$. Wie man aus der Gleichung für die Regression ersehen kann, ist die Steigung signifikant kleiner als 1, und die Regressionslinie schneidet die Ordinate über dem Nullpunkt.

Summation von zwei Eingängen als eine Funktion ihrer Entfernung zueinander

In einer zweiten Serie von Experimenten waren die Reize schwarze Rechtecke ($0,45^{o}$ x $1,37^{o}$); sie wurden mit einer Geschwindigkeit von $2,4^{o}$ pro Sekunde bewegt. Zwei Parameter wurden systematisch verändert: die Position der Reize im Verhältnis zum Feldzentrum und der Abstand zwischen den beiden Reizen (Abb. 1). Der Abstand (d wurde von 0 bis 8 mm (0^{o} bis $1,83^{o}$) variiert. Abb. 6 zeigt die Originalregistrierung eines Neurons. Es ist dasselbe Neuron wie in Abb. 2. Der eine Reizpunkt wurde entlang Position 3 bewegt, die

Position des anderen Punktes wurde von 5 bis 13 geändert. Abb. 7a zeigt den Summationsquotient, aufgetragen gegen die Entfernung der beiden Punkte. Es ist wieder das gleiche Neuron wie in Abb. 2 und 6. Als Summationsquotienten definieren wir den Quotienten aus AB und (A+B). Man kann sehen, daß bei einer Entfernung von 3 mm (ungefähr $0,7^{o}$) der Quotient am kleinsten ist. Diese Art der Funktion wurde in allen untersuchten Neuronen gefunden. In Abb. 7b sind die Mittelwerte aus 227 einzelnen experimentellen Messungen von 10 Neuronen aufgetragen. Die Art der Funktion ist unabhängig von der Lokalisation der Reizpunkte im ERF. Reiz A konnte entlang einer Bahn durch das Feldzentrum oder auch der Peripherie geführt werden; es ergaben sich jeweils gleiche Funktionen, wenn dann die Position von Reiz B im Verhältnis zu A verändert wurde. Wenn die Entfernung (d) groß ist, bewegen sich die Reizpunkte entlang Bahnen, die in der Peripherie des Feldes liegen und deshalb ergeben sie nur niedrige Impulsraten. Dieser Effekt kann aber nicht allein verantwortlich gemacht werden für das Anwachsen des Summationsquotienten mit größerer Distanz wie man leicht aus Gleichung (3) errechnen kann.

DISKUSSION

Die Organisation rezeptiver Felder der Klasse 2 Neuronen der Froschretina ist komplexer als die der klassischen on- oder off-Zentrum Neuronen der Katzenretina (KUFFLER 1953). Ein kleiner Lichtpunkt, der in das ERF projiziert wird, löst eine on-, on-off- oder off-Antwort aus. Wiederholte Stimulationen mit kleinen, intermittierenden Lichtpunkten bei Frequenzen von ungefähr 0,2 bis 0,3 pro Sekunde sind ineffektiv auf Grund von neuronaler Adaptation (GRÜSSER-CORNEHLS et al. 1963). Werden stationäre Lichtreize angewandt, ist die normale Erregbarkeit der Klasse 2 Neuronen innerhalb von 20 bis 30 Sekunden nach der ersten Stimulation wieder erreicht. Wenn man die Antwort auf einen ein bis zwei Sekunden dauernden Reiz, der alle 30 Sekunden wiederholt wird, als Index für neuronale Aktivierung nimmt, dann kann das ERF in on-, off- und on-off-Zonen unterteilt werden. Die Verteilung dieser Zonen jedoch ist ziemlich unregelmäßig. Das ERF ist 2,5 bis 4 Grad groß und ist von einem mindestens 6 bis 8 Grad großen IRF umgeben. Die Inhibition, die durch Stimulation des ERF ausgelöst wird, wurde quantitativ untersucht, indem ein schwarzer Punkt auf zirkuläter Bahn mit veränderlichem Abstand vom ERF-Zentrum gleichzeitig mit einem Punkt auf entsprechend zirkulärer Bahn im ERF bewegt wurde. Man fand, daß die Inhibition durch das IRF maximal in der Nähe der ERF-Grenze ist und abnimmt mit zunehmenden Abstand vom ERF-Zentrum (GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS 1966).

Die Experimente, die in dem vorliegendem Bericht beschrieben werden, zeigen, daß laterale Inhibitionsmechanismen nicht nur im IRF, sondern auch im ERF existieren. Die Ergebnisse der gegenseitigen Inhibition als Antwort auf zwei Punkte, die durch das ERF mit veränderlichem Abstand zueinander bewegt wurden, macht wahrscheinlich, daß im ERF nicht nur laterale Inhibition vorkommt, sondern auch laterale Exzitation. Die Prozesse müssen zwischen

den Rezeptorzellen und dem Ganglienzell-Niveau lokalisiert werden. Mit dieser Annahme kann man die Ergebnisse der Abb. 7a und 7b als eine Superposition der lateralen Exzitation mit einer Raumkonstanten von ungefähr 0,5 und der lateralen Inhibition mit einer Raumkonstanten von ungefähr 1 Grad erklären. Hierbei wird angenommen, daß im rezeptiven Feld retinaler Neurone laterale Inhibition und laterale Exzitation in Untereinheiten vorkommen, die kleiner als das ERF oder IRF sind. Wir nehmen an, daß die laterale Exzitation durch Divergenz einer Rezeptorzelle auf mehrere Bipolarzellen zustande kommt. Die laterale Inhibition innerhalb des ERF könnte durch die inhibitorische Interaktion innerhalb der Schicht der Horizontalzellen bewirkt werden.

Die zweite Form von lateraler Exzitation und lateraler Inhibition ist repräsentiert durch die Organisation des rezeptiven Feldes in ein zentrales ERF und ein peripheres IRF. Die Summation lateraler Exzitation im ERF wird erklärt durch die Konvergenz vieler Bipolarzellen auf eine einzige Ganglienzelle; die laterale Inhibition, die durch Reizung des IRF ausgelöst wird, könnte in erster Linie durch die Eigenschaften der Amakrinen Zellen erklärt werden.

In der ersten Serie von Experimenten wurde der Abstand der Reize konstant gehalten, während die Aktivierung, die durch Reizung mit jedem Punkt einzeln ausgelöst wurde, in einem weitem Bereich variiert wurde (Abb. 5a, b, c). Die Ergebnisse dieser Experimente zeigen, daß bei Entladungen über 10 pro Sekunde die "neuronale Summe" (AB) immer kleiner als die einfache algebraische Summation ist. Die Ergebnisse können sehr gut durch eine linieare Regressionslinies beschrieben werden unter der Annahme, daß die gegenseitige Inhibition der beiden Punkte im ERF vom subtraktiven Typ ist. Die Konstante k in Gleichung (2) muß dann kleiner als 1 sein. Die experimentellen Befunde können jedoch auch ziemlich gut dadurch beschrieben werden, daß man eine gegenseitige Hemmung innerhalb des ERF auf Gund multiplikativer präsynaptischer Hemmung annimmt.

In diesem Fall können die Gleichungen wie sie bei BÜTTNER und GRÜSSER (1968) beschrieben werden, angewandt werden. Diese Gleichungen beruhen auf Arbeiten von FURMAN (1965). Wenn Schwellen vernachlässigt werden und die laterale Inhibition auf eine Zellschicht beschränkt bleiben soll, dann kann folgende Gleichung die experimentellen Daten beschreiben:

$$(3) \qquad AB = \frac{A+B}{1+k_i(A+B)} \qquad (\text{Impulse.sec}^{-1})$$

Der Inhibitionskoeffizient k_i ist 0,006. Für Einzelheiten sei der Leser auf die Arbeit von BÜTTNER und GRÜSSER (1968) verwiesen. In dieser Arbeit werden ähnliche Untersuchungen an on-Zentrum Neuronen der Katzenretina beschrieben. Zwei stationäre Lichtpunkte wurden als Reize verwandt; die experimentellen Daten wurden in ähnlicher Weise wie hier berechnet und gedeutet. Die Ergebnisse sind sehr gut vergleichbar mit den Ergebnissen aus den Befunden von den bewegungsspezifischen Neuronen der Froschretina. Gegenseitige Inhibition, die durch zwei Lichtpunkte innerhalb des rezeptiven Feldes ausgelöst werden, war bei on- wie bei off-Zentrum Neuronen der Katzenretina vorhanden.

Eine Voraussage des Verhältnisses der neuronalen Aktivierung und der Größe des Reizes innerhalb des rezeptiven Feldes wird sehr gut unterstützt durch die Befunde von BUTENANDT und GRÜSSER (1968), die eine logarithmische Funktion für das Verhältnis Reizgröße zu Entladungsfrequenz bei bewegungsspezifischen Neuronen der Froschretina gefunden haben. In einem späteren Bericht (BUTENANDT, GRÜSSER und HENN, 1969) soll ein nicht-lineares Modell der räumlichen Organisation des rezeptiven Feldes der bewegungsspezifischen Neuronen der Froschnetzhaut entworfen werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Das rezeptive Feld bewegungsspezifischer Klasse 2 Neurone der Froschnetzhaut besteht aus einem exzitatorischen rezeptiven Feld (ERF), das von einem inhibitorischen rezeptiven Feld (IRF) umgeben ist. Die Summation der Erregung, die von 2 durch das ERF bewegten Punkten ausgelöst wird, wurde gemessen. Die Reizpunkte bestanden aus schwarzen Figuren auf weißem Hintergrund. Durch Ableitung der Aktionspotentiale aus Optikusfasern in den oberflächlichen Schichten des Tectum wurde die Impulsrate während der ERF-Durchquerung bei verschiedenen Geschwindigkeiten gemessen. Die Impulsraten, die durch Bewegung jedes einzelnen Punktes durch das ERF ausgelöst wurden, summierten sich nicht algebraisch, wenn zwei Reize gleichzeitig durch das ERF bewegt wurden. Die Resultate weisen darauf hin, daß auch innerhalb des ERF eine Signalverarbeitung durch Überlagerung von lateraler Exzitation und lateraler Inhibition erfolgt.

LITERATUR

BIRUKOW, G.: Untersuchungen über den optischen Drehnystagmus und über die Sehschärfe des Grasfrosches (Rana temporaria L.)
Zschr. vergl. Physiol. 25, 92-142 (1937)

BUTENANDT, E. und O.-J. GRÜSSER: The effect of stimulus area on the response of movement detecting neurons in the frog's retina.
Pflüg. Arch. ges. Physiol. 298, 283-293 (1968)

BUTENANDT, E., O.-J. GRÜSSER und V. HENN: in Vorbereitung, Kybernetik, (1969)

BÜTTNER, U. und O.-J. GRÜSSER: Zeitliche und räumliche Einflüsse auf die Erregunsintegration im receptiven Feld retinaler Neurone der Katze.
Pflüg. Arch. ges. Physiol. 291, 88 (1966)

BÜTTNER, U. und O.-J. GRÜSSER: Quantitative Untersuchungen der räumlichen Erregungssummation im rezeptiven Feld retinaler Neurone der Katze.
Kybernetik 4, 81-94 (1968)

ECCLES, J.C.: Excitatory and inhibitory synaptic action.
Ann. N.Y. Acad. Sci. 81, 247-164 (1959)

FURMAN, G.G.: Comparisom of model for subtractive and shunting lateral inhibition in receptor-neuron fields.
Kybernetik 2, 257-274 (1965)

GESTELAND, R.C., B. HOWLAND, J.Y. LETTVIN, and W.H. PITTS: Comments of microelectrodes
Proc. I.R.E. 47, 1856-1862 (1959)

GRÜSSER, O.-J. und U. GRÜSSER-CORNEHLS: Die Signalübertragung durch Nervenzellen: morphologische, physiologische und informationstheoretische Grundlagen.
DMW 89, 1035-1041 und 1080-1085 (1964)

GRÜSSER, O.-J., U. GRÜSSER-CORNEHLS and T.H. BULLOCK: Functional organisation of receptive fields of movement-detecting neurons in the frog's retina.
Pflüg. Arch. ges. Physiol. 279, 88-93 (1964)

GRÜSSER, O.-J. und U. GRÜSSER-CORNEHLS: Neurophysiologische Grundlagen des Binokularsehens.
Arch. Psychiatrie Nervenkr. 207, 297-317 (1965)

GRÜSSER, O.-J. und H. DANNENBERG: Eine Perimenter-Apparatur zur Reizung mit bewegten visuellen Mustern.
Pflüg. Arch. ges. Physiol. 285, 373-378 (1965)

GRÜSSER-CORNEHLS, U. und O.-J. GRÜSSER: Reaktionsmuster der Neurone im zentralen visuellen System von Fischen, Kaninchen und Katzen auf monokulare und binokulare Lichtreize.
in: Neurophysiologie und Psychophysik des visuellen Systems, ed. R. Jung und H. Kornhuber, Berlin, 1961, pp. 275-286.

GRÜSSER-CORNEHLS, U., O.-J. GRÜSSER und T. H. BULLOCK: Reaktionen einzelner Retinaneurone des Frosches (Ranapipiens) bei Reizung mit bewegten optischen Mustern.
Pflüg. Arch. ges. Physiol. 278, 60 (1963)

HARTLINE, H. K. and F. RATLIFF: Inhibitory interaction of receptor units in the eye of Limulus.
J. gen. Physiol. 40, 357-376 (1957)

HARTLINE, H. K. and F. RATLIFF: Spatial summation of inhibitory influences in the eye of Limulus and the mutual interaction of receptor units.
J. gen. Physiol. 41, 1049-1066 (1958)

HUBEL, D. H. and T. N. WIESEL: Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex.
J. Physiol. 160, 106-154 (1962)

KANDEL, E. R. and L. TAUC: Mechanism of heterosynaptic facilitation in the giant cell of the abdominal ganglion of Aplysia depilans.
J. Physiol. 181, 28-47 (1965)

KOSSOW, K.-D., H. REITER und O.-J. GRÜSSER: Über die Summation von hemmenden und erregenden Membranprozessen an Vorderhornzellen.
Pflüg. Arch. ges. Physiol. 281, 52-53 (1964)

KOSSOW, K.-D., O.-J. GRÜSSER und M. BRAVO-REY: Die Integrationsfunktion von Nervenzellen.
Fortschritte der Kybernetik, ed. W. Kroebel, München, 1967, pp. 141-155.

KUFFLER, S.W.: Discharge patterns and functional organization of mammalian retina.
J. Neurophysiol. 16, 37-68 (1953)

LETTVIN, J.Y., H.R. MATURANA, W.H. PITTS and W.S. McCULLOCH: Two remarks on the visual system of the frog.
Sensory communication, MIT Press, 1961, pp. 757-776.

MATURANA, H.R., J.Y. LETTVIN, W.S. McCULLOCH and W.H. PITTS: Anatomy and physiology of vision in the frog.
J. gen. Physiol. 43, 129-175 (1960)

RATLIFF, F.: Vortrag, gehalten auf dem Symposium über das Visuelle System.
Tübingen, 1966.

REICH-MOTEL, H. und E. BUTENANDT: Nicht photochemisch bedingte Adaptation in der Netzhaut des Frosches (Rana esculenta).
Pflüg. Arch. ges. Physiol. 283, R28 (1965)

SHERRINGTON, S.C.: The integrative action of the nervous system.
New Haven, 1906.

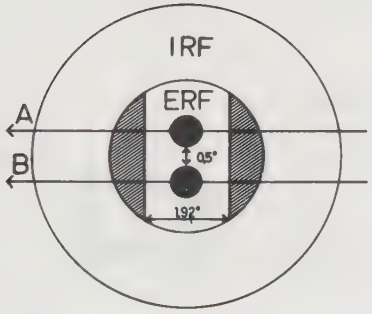
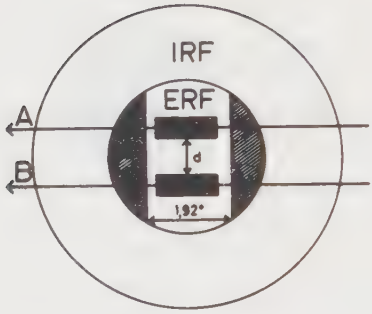


Abb. 1a Die beiden Reize wurden auf parallelen Bahne durch das exzitatorisch rezeptive Feld (ERF) bewegt. Das ERF hat einen Durchmesser von ungefähr 3^{o} und ist annähernd rund. Um den Einfluß des inhibitorischen Umfeldes auf ein Minimum zu reduzieren, wurde nur die Impulsrate aus dem inneren Teil des ERF gemessen; sie betrug $1,92^{o}$ in allen Experimenten.
In der ersten Serie von Experimenten waren die Reize rund (Durchmesser $0,69^{o}$); die Bahnen hatten etwa gleichen Abstand vom Feldzentrum und die Entfernung (d) zwischen den Reizen war ungefähr $0,5^{o}$.



b. 1b In einer zweiten Serie von Experimenten waren die Reize Rechtecke ($\emptyset,45^{o}$ x $1,37^{o}$). Die Entfernung (d) wurde systematisch verändert, außerdem wurden die Positionen von A und B im Verhältnis zum Feldzentrum systematisch variiert.

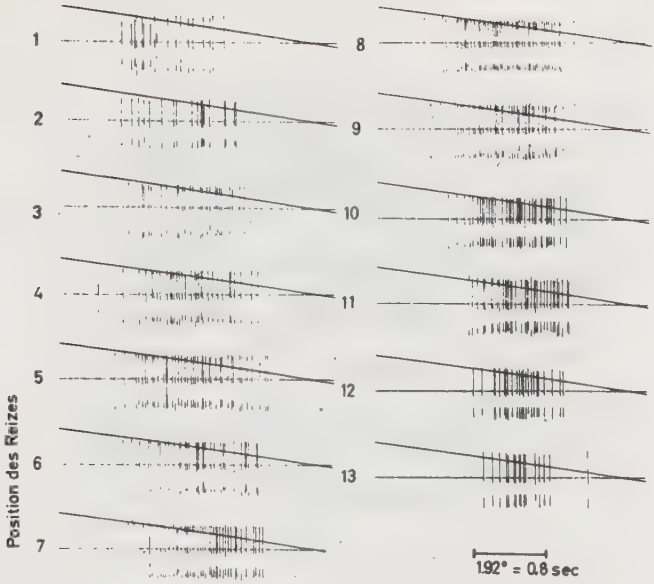


Abb. 2a Originalregistrierung; die Reize waren schwazre Rechtecke ($0,45^{o}$ x $1,37^{o}$). Die Position des Reizes wurde jeweils um $0,229^{o}$ verschoben. In Position 1 sind einige Spikes eines anderen Neurons zu sehen. Die diagonale Linie gibt die Geschwindigkeit der Bewegung an. In Position 7 wird das Rechteck ungefähr durch das Feldzentrum bewegt.

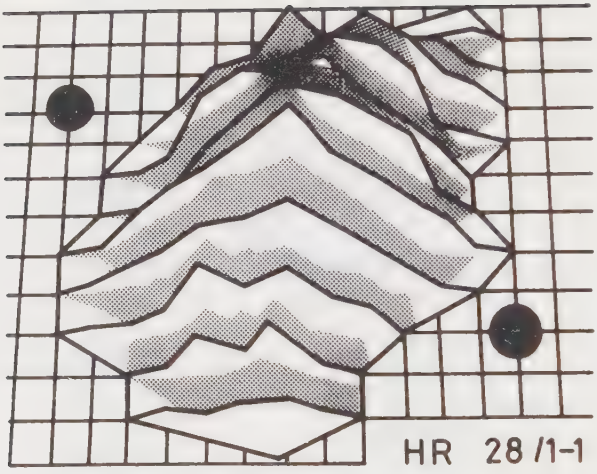


Abb. 3 Die horizontale Ebene repräsentiert ein ERF; der Maßstab ist $0,5^{\circ}$ pro Unterteilung. Die Höhe des Berges entspricht der Impulsrate an jedem Punkt, wenn ein Reiz (wie rechts unten gezeigt) entlang der horizontalen Linien bewegt wird. Der Berg ist in der Mitte am höchsten, da dort die Erregbarkeit am größten ist, sie nimmt zur Peripherie hin ab und weist leichte Unregelmäßigkeiten auf.

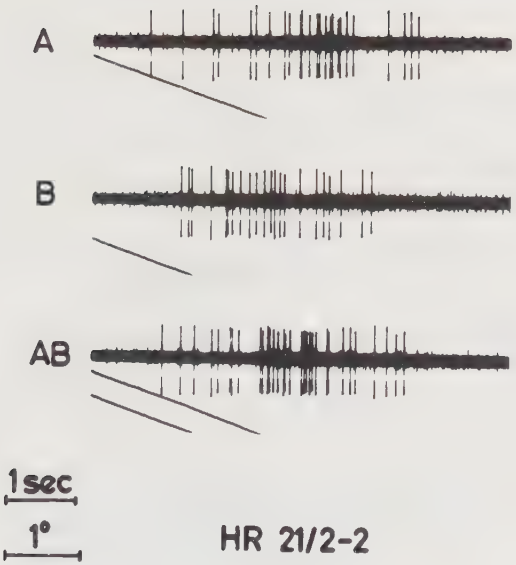


Abb. 4 einzelnes Neuron, Erklärung siehe Text.

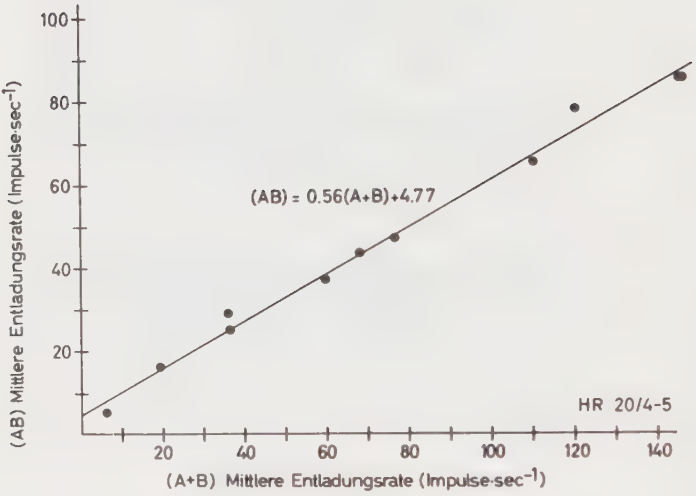


Abb. 5a einzelnes Neuron, Erklärung siehe Text.

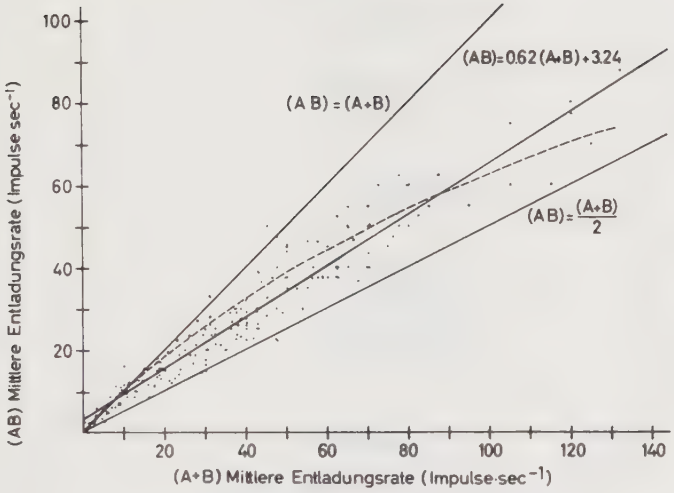


Abb. 5b Die Punkte sind experimentelle Daten. Die Gleichung AB = 0,62 (A+B) + 3,24 ist die berechnete lineare Regression. Wenn eine rein algebraische Summation gültig wäre, würde die Gerade (AB) = (A+B) die experimentellen beschreiben; die Gleichung AB = (A+B)/2 wäre gültig, wenn überhaupt keine Summation stattfinden würde. Die gestrichelte Linie ist nach Gleichung (3) berechnet mit einer Inhibitionskonstanten k_i = 0,006.

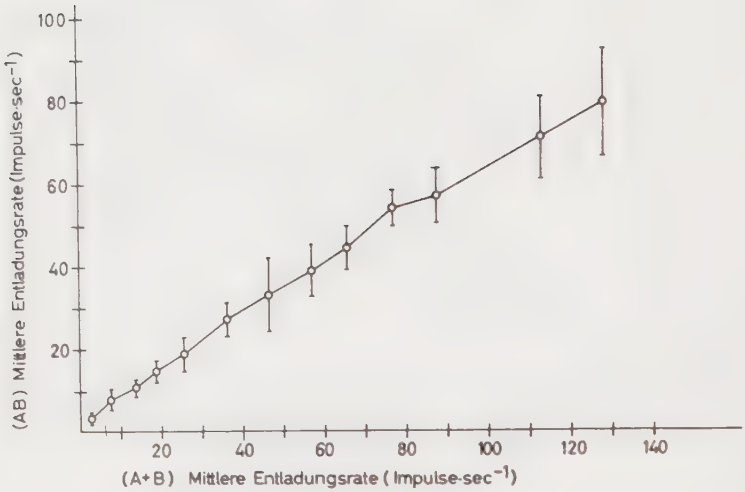


Abb. 5c Die gleichen Daten wie in Abb. 5b; Mittelwerte und Standardabweichungen sind eingezeichnet.

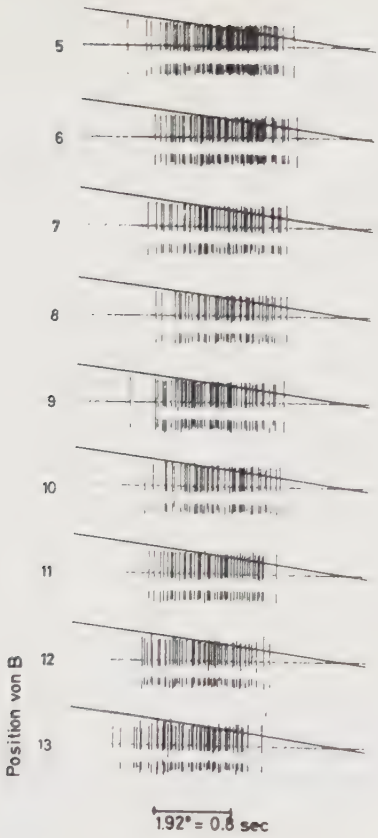


Abb. 6 Reiz A wurde entlang Position 5 bewegt (wie in Abb. 2); die Position von B wurde variiert von 5 bis 13. In Position 5 war die Entfernung (d) zwischen den Reizen 0, sie war 8 mm (1,83°) bei Position 13. Man kann sehen, daß die durchschnittliche Impulsrate im Zentrum, wenn B in Position 7 ist, am geringsten ist. In Position 12 und 13 sind einige Spikes eines anderen Neurons zu sehen.

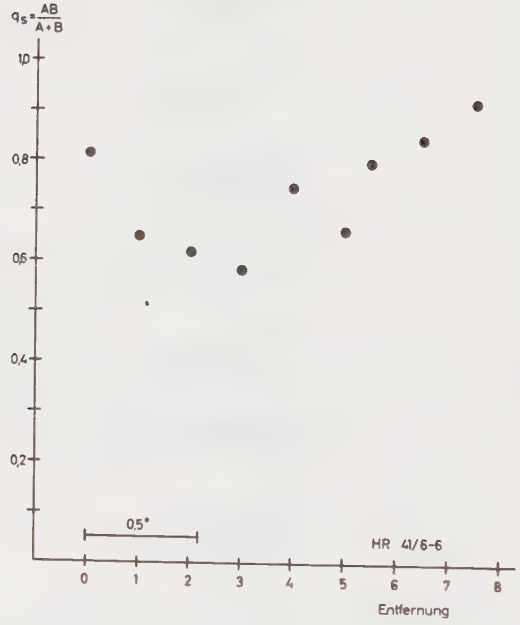


Abb. 7a Einzelneuron (das gleiche Neuron wie in Abb. 2 und 6); Erklärung siehe Text.

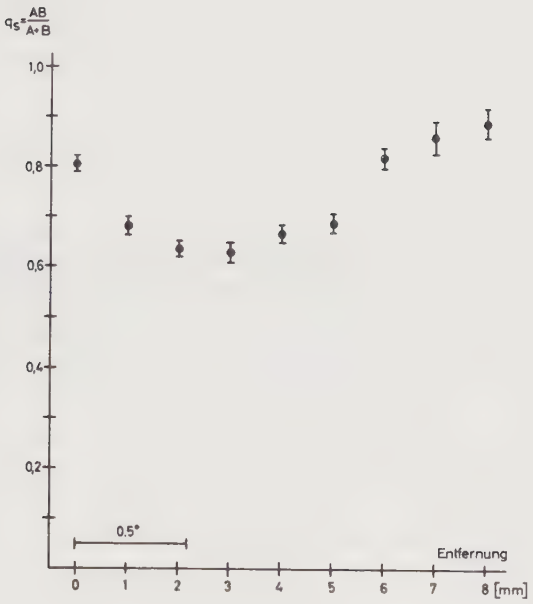


Abb. 7b 227 einzelne experimentelle Daten von 10 Neuronen. Es sind die Mittelwerte und die Varianz (3 sigma) der Mittelwerte eingezeichnet.

Für die Überlassung des Themas sowie die Anleitung, Hilfe und Kritik bei der Arbeit danke ich Herrn Priv.-Doz. Dr. O.-J. G r ü s s e r .
Die Untersuchungen wurden finanziell z. T. durch Mittel aus einer Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht.

LEBENSLAUF

Am 22.1.1943 wurde ich in Gotha geboren als drittes Kind von Professor Dr.-Ing. Walter Henn und Dr. med. Hilde Henn, geb. Leistner. Von 1949 bis 1953 besuchte ich die Grundschule in Dresden, ab 1954 bis 1962 die Gaußschule (neusprachlich-naturwissenschaftliches Gymnasium) in Braunschweig und machte dort im März 1962 das Abitur. Vom Sommersemester 1962 an studierte ich Medizin an der Freien Universität in Berlin. Das Wintersemester 1964/65 studierte ich in Wien, das Sommersemester 1965 in München, ab Wintersemester 1965/66 wieder in Berlin. Im März 1968 legte ich hier auch das Medizinische Staatsexamen ab.